Vestnik zoologii, **39**(3): 77—83, 2005

УДК 594.32:591.16

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ *BREPHUIOPSIS CYLINDRICA* (PULMONATA, BULIMINIDAE) В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Н. В. Вычалковская

Николаевский государственный университет, ул. Никольская, 24, Николаев, 54030 Украина

Получено 27 мая 2003

Особенности размножения наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae) в лабораторных условиях. Вычалковская Н. В. — Установлены оптимальные сроки и поведенческие особенности размножения моллюсков *Brephulopsis cylindrical* (Menke, 1828), влияние типа субстрата, влажности грунта и температуры на их репродуктивную активность. Определены: глубина зарывания, техника построения и структура яйцевой камеры.

Ключевые слова: *Brephulopsis*, поведенческие особенности размножения, яйцевая камера.

Reproductive Peculiarities of the Land Snails, Brephulopsis cylindrica (Pulmonata, Buliminidae) under Laboratory Conditions. Vitchalkovskaya N. V. — Optimum terms of breeding and breeding behavioral peculiarities of *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828), molluscs were analysed. The influences of substrate type, moisture influence and temperature in the mollusks' reproductive activity were studied. The burrowing depth, egg chamber structure and technique of its forming were determined.

Key words: *Brephulopsis*, breeding behavioral peculiarities, egg chamber.

Введение

Наземный моллюск *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) — широко распространенный в Крыму (горном и степном) вид, который также встречается в Молдове, окрестностях Одессы, Новороссийска, Анапы, Сухуми. Ксерофильный вид, образует плотные скопления на открытых степных участках, нередко вдоль дорог. В жаркую сухую погоду образует грозди на стеблях трав и кустарниках (Шилейко, 1984). Однако биология размножения данного вида изучена крайне недостаточно. В литературных источниках отсутствуют сведения о сроках размножения, размерах кладок, месте откладки яиц, репродуктивном поведении особей вида, сроках спаривания и откладки яиц.

Целью нашего исследования было установление зависимости репродуктивного поведения особей *B. cylindrica* от типа субстрата, определение оптимальных сроков и продолжительности откладки яиц, структуры яйцевой камеры.

Материал и методы

Более 100 ос. моллюска собраны из локальной популяции *B. cylindrica*, расположенной в г. Николаеве (Украина) на территории Николаевского зоопарка. Собирали особей с полностью сформированной раковиной. Первый сбор произведен 19.04.03 при температуре воздуха 10—12°С. К этому сроку моллюски начинали проявлять локомоторную активность после гибернации. Далее сборы неоднократно производили с 26.04.03 по 10.06.03.

Для определения типа субстрата, наиболее приемлемого для откладки яиц, моллюски были помещены в аквариум, разделенный по диагонали на 2 части. Одна часть аквариума площадью 10 дм^2 была заполнена влажным песком (субстрат № 1), а вторая часть такой же площадью — влажным черноземом (субстрат № 2). Половина субстрата № 2 была уплотнена, вторая половина сохраняла рыхлую структуру. Слой субстрата в обоих случаях равнялся 10 см. Сверху аквариум был затянут синтетической сеткой (диаметр ячейки 1 мм), препятствовавшей выходу моллюсков за пределы емкости.

Степень увлажненности грунта во время наблюдений оставалась постоянной и позволяла формировать из него комочки, как снежки из снега. Стенки аквариума увлажняли путем распыления воды. Температура воздуха в помещении составляла 20—25°C.

На поверхность субстрата № 1 и субстрата № 2 было помещено по 30 половозрелых особей *B. cylindrica*. После определения типа и глубины предпочтительного для зарывания моллюсков субстрата (чернозем) для более детального изучения репродуктивного поведения особей, используемых для эксперимента, в дальнейшем помещали поодиночке в отдельные стеклянные сосуды емкостью 200–500 мл.

На дно каждого сосуда помещали слой чернозема толщиной 5 см, который регулярно увлажняли прокалыванием грунта шприцем с иглой и нагнетанием воды на уровне дна сосуда. Стенки сосудов, а также находящихся в них моллюсков увлажняли путем распыления воды (дождевание). Сверху сосуды были затянуты сеткой, препятствовавшей выходу из них моллюсков.

После зарывания моллюсков для откладки яиц и последующего выхода их на поверхность, почву тщательно промывали небольшими порциями (по 1 см^3) для обнаружения и изъятия яиц. Такая методика оказалась пригодной, поскольку плотность яиц выше плотности воды. После изъятия из грунта яйца очищали от слизистой оболочки при помощи препаровальной иглы под микроскопом МБС—10. Затем их помещали на влажную фильтровальную бумагу в чашки Петри и оставляли в помещении при комнатной температуре.

Для определения структуры яйцевой камеры первоначально применяли метод послойного удаления грунта (после выхода из него моллюска). Однако этот метод оказался недостаточно эффективным в связи с осыпанием рыхлого грунта. Поэтому в дальнейшем мы использовали иной метод: после обильного увлажнения участка зарывания моллюска яйцевая камера, уже полностью сформированная (стадия откладки яиц), была «промыта» водой. В результате субстрат уплотнился, что позволяло послойно удалять его, и в конечном итоге реконструировать строение яйцевой камеры.

В течение весенне–летнего сезона 2002 г. за моллюсками велись наблюдения и в природе с целью определения периода спаривания и предполагаемого периода откладки яиц.

Результаты и обсуждение

В 2002 г. спаривание особей наблюдали 8—25 сентября. Наиболее активно моллюски спаривались 13—19 сентября при температуре 20—25°C на фоне повышенной влажности, вызванной обильными осадками.

Вероятнее всего, гаметогенез у *B. cylindrica* может проходить только в летние месяцы, что характерно для большинства наземных гастропод, обитающих в условиях со значительными сезонными колебаниями температур. Температура оказывает влияние на гаметогенез независимо от других факторов окружающей среды (Gomot et al., 1990). У наземных гастропод при 10°C и 15°C происходит умеренное увеличение количества сперматогониев, но мейоз не наблюдается, в то время как при 20°C и 25°C происходит быстрый рост количества сперматогониев, сперматоцитов и формирование сперматозоидов. При температуре 5–25°C аналогично формируются молодые ооциты, зрелые же ооциты формируются в значительных количествах только при температуре 20–25°C (Griffond et al., 1992).

В октябре–ноябре наблюдались резкие колебания температуры воздуха в сторону ее понижения. Периодические оттепели использовались моллюсками для зарывания в грунт на зимовку. Данные наблюдения позволили предположить, что моллюски входят в гибернацию с уже оплодотворенными яйцеклетками либо с зарезервированными экзогенными сперматозоидами, которые у отдельных видов наземных гастропод способны сохраняться до одного года (Baur, 1988). Поэтому в начале эксперимента в лабораторных условиях с целью изучения репродуктивного поведения использовались особи *B. cylindrica*, изъятые из природы непосредственно после выхода из зимней спячки. В течение всего периода эксперимента спаривание не наблюдалось ни в природе, ни в лабораторных условиях, что позволяет подтвердить правоту наших предположений.

Поведение экспериментальных особей *B. cylindrica,* высаженных на поверхность субстрата № 1 (песок), резко отличалось от поведения особей, высаженных на поверхность субстрата № 2 (чернозем). Представители обеих групп активно передвигались по субстрату: через 2 ч после начала эксперимента из 30 ос.,

высаженных на песчаный грунт, 28 (93%) переместились со дна аквариума на его стенки, демонстрируя отчетливый отрицательный псаммотаксис. В то время как из 30 ос., высаженных на поверхность чернозема, на стенки переместились только 2 (7%). К концу третьего часа наблюдения все экспериментальные особи покинули песчаный субстрат, а из размещенных на черноземе — только 7 ос. находились на стенках аквариума, 2 ос. начали зарываться. Далее все экспериментальные моллюски были вновь возвращены на исходный субстрат. В этом случае несколько особей, высаженных на песок, приступили к зарыванию, однако на стадии погружения устья раковины в песок, этот процесс прекращался. В то же время более 10 моллюсков из группы № 2 с некоторым временным интервалом зарылись в субстрат.

Передвижение моллюсков по поверхности песчаного субстрата затрудняется налипающими на подошву песчинками. Отрываясь от поверхности, они замедляют скорость движения моллюска. Слизистая дорожка, оставляемая моллюском по мере передвижения по песку, имеет вид шнура, облепленного песчинками по всей поверхности. Поэтому можно предположить, что песок вызывает существенные механические затруднения при передвижении моллюсков, в силу своей гигроскопичности отнимает у моллюсков значительное количество влаги в виде слизи и таким образом, вероятно, является неблагоприятным для особей *B. cylindrica.*

Кроме того, в связи с изменением характерной для вида *B. cylindrica* структуры слизистой дорожки, она не может являться фактором ненаправленной агрессии, во многом определяющим характер рассредоточения особей (dispersion) внутри популяции (Baur, 1988; Smallridge, Kirby, 1988). Попытки зарывания в песчаный субстрат, очевидно, были связаны с высокой степенью готовности к откладке яиц. Однако структура песчаного грунта, видимо, не позволяла моллюскам образовывать яйцевую камеру, что заставляло их прерывать процесс зарывания на начальном этапе. Таким образом, можно констатировать непригодность песчаного субстрата для формирования яйцевых камер *B. cylindrica*.

В части аквариума, заполненной черноземом, несколько особей *B. cylindrica* 26.04.03 приступили к откладке яиц. На данном этапе исследования был выявлен факт приемлемости чернозема для использования его в качестве субстрата для серийного получения кладок. На этом же этапе исследования были выяснены следующие факты, характеризующие репродуктивное поведение *B. cylindrica*: глубина зарывания, а следовательно, и глубина яйцевой камеры, колеблется в пределах 2,5—3,5 см; перед началом откладки яиц моллюск выпускает из своего тела несколько капель жидкости, увлажняющей участок яйцевой камеры, на котором формируется кладка; моллюск откладывает яйца в комок слизи, который в течение всего периода откладки яиц прикреплен к его телу.

Последнее было выяснено после изъятия из субстрата зарывшихся моллюсков на стадии откладки яиц. Потревоженная особь обычно втягивала цефалоподиум внутрь раковины, а на уровне ее устья удерживался плотный комок слизи с находящимися в нем во взвешенном состоянии яйцами.

Постоянно увлажненный участок, на котором гастроподы откладывают яйца, — один из важнейших факторов влияния окружающей среды на успешное развитие яиц. Сухость — наиболее значительный фактор, влияющий на смертность эмбрионов яиц (Tompa, 1984), и поэтому способ откладки яиц принципиально направлен на снижение до минимума воздействия дефицита влаги на развитие эмбриона, что, по-видимому, и является обоснованием целесообразности увлажнения моллюском участка почвы, на котором выполняется откладка яиц и выпускание комка слизи, в котором размещаются яйца.

В ходе эксперимента была определена структура яйцевой камеры *B. cylindrica*. Яйцевые камеры во всех случаях имели одинаковую форму и размеры, колеб-

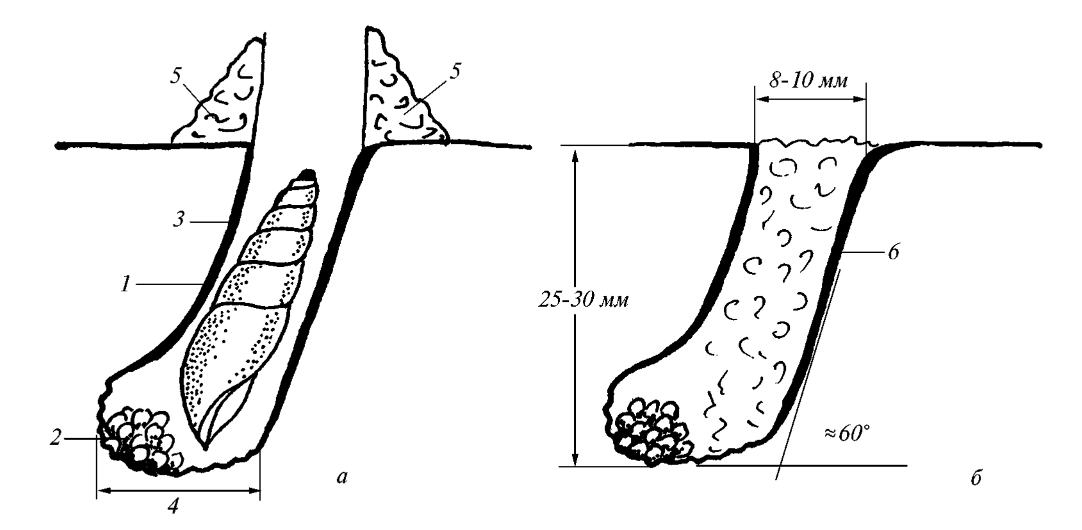


Рис. 1. Яйцевая камера *B. cylindrica* в период откладки яиц (*а*) и после выхода материнской особи из почвы (*б*): *1* – положение раковины в период откладки яиц; *2* – локализация кладки в яйцевой камере; *3* – стенки яйцевой камеры, выстланные слизью моллюска; *4* – участок яйцевой камеры, не выстланный слизью; *5* – холмик, образующийся в процессе зарывания моллюска в рыхлую почву; *6* – рыхлая почва холмика прикрывает вход в яйцевую камеру после выхода из нее моллюска.

Fig. 1. Egg chamber of the land snail species *B. cylindrica* during ovipositing (*а*) and after meternal individual going out from the soil (*б*): *1* – shell position during ovipositing; *2* – oviposition location in the egg chamber; *3* – the egg chamber surface, covered with slime; *4* – the egg chamber section without slime; *5* – the soil heap formed during burrowing into the friable soil; *6* – the heap friable soil closes the egg chamber exit after mollusks going out.

лющиеся в незначительных пределах в зависимости от степени разрыхленности субстрата (рис. 1). Техника выполнения яйцевой камеры также была сходна во всех случаях. В процессе погружения моллюска в почву по краю входного отверстия над уровнем поверхности субстрата образуется своеобразный «холмик», окружающий его.

После выхода моллюска из почвы «холмик» частично осыпается внутрь входного отверстия и закрывает вход в яйцевую камеру. Осыпавшаяся почва одновременно маскирует место откладки яиц и, имея рыхлую структуру, не препятствует аэрации яйцевой камеры. Последнее имеет существенное значение в связи с тем, что стенки яйцевой камеры выстланы слизью моллюска по всей ее протяженности, кроме поверхности дна, где непосредственно располагается кладка. С одной стороны, слизь на стенках камеры способствует сохранению влаги, а с другой – ограничивает аэрацию. Яйцевая камера, таким образом, представляет собой своего рода инкубатор, способствующий поддержанию благоприятного для развития эмбрионов микроклимата. Отсутствие слизи на дне яйцевой камеры способствует свободному просачиванию дождевой воды в нижележащие слои почвы. Однако часть влаги, поступающей в этом случае в яйцевую камеру, удерживается волокнистой оболочкой, окружающей яйца (таким образом кладка дополнительно увлажняется).

Совместное содержание позволило выяснить также, что моллюски *B. cylindrica* в ряде случаев формируют групповые яйцевые камеры. При этом готовая к зарыванию особь использует ход, выполненный другой особью, откладывающей яйца. По мере продвижения вниз, нередко по раковине зарывшейся особи, она образует новую яйцевую камеру в непосредственной близости от уже сформированной. Мы не можем достоверно судить о численности моллюсков, участвующих в формировании множественных яйцевых камер в природе. Однако, учитывая то, что при откладке яиц моллюски увлажняют дно яйцевой камеры и испыты-

вают дефицит приемлемых для зарывания участков почвы (в основном у оснований стеблей растений, где она сохраняет рыхлую структуру), объединение моллюсков в группы в период репродукции выглядит вполне целесообразным. Подобное явление можно трактовать как элемент общественного поведения, направленный на изменение среды в благоприятную для вида сторону (Солбриг, Солбриг, 1982). В данном случае речь идет прежде всего о преимуществе множественных яйцевых камер в отношении поддержания влажностного режима, что является весьма существенной проблемой для видов, обитающих в аридных условиях.

Всего с 26 апреля по 11 июня 2003 г. мы наблюдали 25 случаев откладки яиц. За период 26.04—13.05.03 из наблюдаемых в аквариуме особей только 8 зарывалось в грунт с целью откладки яиц. От 4 ос. было получено от одного до трех яиц. Остальные 4 ос. были потревожены с целью выявления описанных выше особенностей репродуктивного поведения. Яйца, отложенные в течение анализируемого периода, были явно недоразвиты — имели уплощенную форму, низкий тургор (эмбрионы развивались из яиц шаровидной формы с высоким тургором). Как уже отмечалось ранее, в начале эксперимента были использованы особи *B. cylindrica,* первыми появившиеся на поверхности грунта, собранные по окончании гибернации. В начале апреля 2003 г. наблюдались заморозки и обильные осадки, однако к моменту сбора моллюсков (19.04) сильные суховеи высушили верхний слой почвы, температура воздуха не поднималась выше 10—12°С. Вышедшие на поверхность моллюски не питались, поскольку испытывали жесточайший дефицит влаги. Использованные для эксперимента моллюски приступали к размножению после пятидневного увлажнения и прогревания при комнатной температуре. Фекалии не выделяли.

Первая полноценная в отношении количества и формы яиц кладка (25 яиц) была получена 14.05.03 от особи, изъятой из природы 26.04.03. Данная особь, содержащаяся в общей группе моллюсков в стеклянном сосуде, находилась в условиях повышенной влажности при комнатной температуре в течение 19 сут. Моллюсков тщательно увлажняли, но не кормли. Очевидно, что для формирования яиц нормальных размеров и с нормальным тургором, моллюски нуждаются в достаточно длительном периоде с высокой температурой (20—25°С) и обилием влаги.

С 14 по 21 мая 2003 г. получено 7 кладок от 7 ос. *B. cylindrica* (табл. 1). Тем не менее, несмотря на достаточно большое количество яиц в этих кладках (10—22), мы все же имеем основание называть их условно полноценными, т. к. яйца не развивались и кладки полностью погибли в начале июля. Большинство яиц из рассматриваемой группы (около 50%) до середины июня еще сохраняли первоначальную форму и цвет.

В течение недели (с 30 апреля по 5 мая 2003 г.) выпадали обильные осадки, температура воздуха колебалась от 20 до 25°С. Для дальнейшего изучения особенностей размножения в период с 10 мая по 10 июня 2003 г. из природы неоднократно изымались моллюски. Предполагалось, что погодные условия в этот период времени вполне соответствовали требуемым для успешной репродукции *B. cylindrica.* Наши дальнейшие наблюдения подтвердили эти предположения. Наряду с моллюсками, раковины которых не носили на себе следов почвы, в изучаемой нами популяции присутствовали моллюски, раковины которых были покрыты грязью, что свидетельствовало об их недавнем зарывании. Поэтому для лабораторных экспериментов отбирали особей, потенциально готовых к репродукции (с чистыми раковинами).

С 22 мая по 11 июня 2003 г. мы получили в лабораторных условиях 15 кладок, в 9 из которых яйца развивались до рождения молоди. Из 9 благополучно развивавшихся кладок 2 были получены повторно от 2 ос. *B. cylindrica.*

Таблица 1. Хронология выполнения кладок особями *B. cylindrica* в лабораторных условиях
Table 1. Oviposition execution chronology of *B. cylindrica* individuals under laboratory conditions

Порядковый номер кладки	Дата откладки яиц	Количество яиц в кладке	Количество новорожденных
1	26.04.03	2*	—
2	28.04.03	2*	—
3	07.05.03	3*	—
4	14.05.03	1*	—
5	14.05.03	25	—
6	15.05.03	1*	—
7	16.05.03	2*	—
8	19.05.03	22	—
9	19.05.03	20 + 2*	—
10	21.05.03	10	—
11**	22.05.03	10	6
12	23.05.03	12	—
13**	23.05.03	22	—
14	24.05.03	11	—
15	24.05.03	24	—
16	26.05.03	16	—
17	30.05.03	22	5
18	30.05.03	19	3
19	03.06.03	15	—
20	06.06.03	8	3
21	06.06.03	14	10
22	10.06.03 (от № 11)	27	17
23	10.06.03 (от № 13)	10	7
24	11.06.03	44 + 1*	2
25	11.06.03	20 + 3*	6

* Яйца с низким тургором, уплощенные.
** От особей получены повторные кладки.

Продолжительность зарывания моллюсков в почву колебалась в пределах 30—55 мин. Пребывание в почве моллюсков, выполнивших кладку, составляет 14—48 ч. Продолжительность непосредственно откладки яиц нами не установлена.

Кладки, в которых эмбрионы развивались до стадии выхода из яйца были получены от особей, приступивших к размножению через 33—53 сут после выхода из зимней спячки. В отличие от ранее размножившихся в лабораторных условиях особей, они находились в приемлемых для формирования полноценных яиц условиях − температура 20—25°C, высокий уровень влажности и, что, очевидно, явилось одной из основополагающих причин успешной репродукции − возможность питаться. Таким образом, можно предположить, что вышедшие из гибернации моллюски способны к полноценной репродукции при наличии трех вышеперечисленных факторов, которые в комплексе обеспечивают условия для формирования полноценных яиц, имеющих достаточный запас воды и питательных веществ.

Выводы

Для откладки яиц особи *B. cylindrica* предпочитают рыхлый чернозем. Яйца откладывают в яйцевые камеры, дно которых располагается на глубине 2,5—3,5 см от поверхности почвы. Боковые стенки яйцевой камеры выстилаются слизью. Перед началом откладки яиц моллюск увлажняет дно яйцевой камеры, выпуская несколько капель жидкости. Яйца откладывает в комок слизи. После выхода отложившего яйца моллюска из яйцевой камеры, вход в нее закрывается

осыпающейся почвой «холмика», образующегося в процессе углубления моллюска в почву для откладки яиц. Особи *B. cylindrica* способны выполнять множественные яйцевые камеры, что обеспечивает сохранение требуемого для развития яиц влажностного режима. Для формирования полноценных яиц необходимо комплексное сочетание трех факторов в течение не менее двух недель: температура воздуха 20—25°C, высокий уровень влажности и возможность питаться.

Вероятнее всего, *B. cylindrica* входят в гибернацию с уже оплодотворенными яйцеклетками, а формирование яиц происходит весной при наличии благоприятных условий. По нашим наблюдениям, особи *B. cylindrica* спариваются в сентябре. Следовательно, гаметозенез происходит в течение летнего периода.

Репродуктивный период, по нашим данным, может значительно колебаться в зависимости от наличия благоприятных гидротермальных условий.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. — М. : Мир, 1982. — 483 с.
Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina. Моллюски. — Л. : Наука, 1984. — 399 с. — (Фауна СССР; Т. 3, вып. 3).
Baur B. Population regulation in the land snail Arianta arbustorum: density affects on adult size, clutch size and incidence of egg cannibalism // Oecologia. — 1988. — **77**. — P. 390—394.
Gomot P., Griffond B., Gomot L. Action de la temperature sur la synthese d'AND des cellules males et la spermatogenese d'Helix aspersa en hibernation // J. Thermal Biology. — 1990. — **15**. — P. 267—280.
Griffond B., Gomot P., Gomot L. Influence de la temperature sur le deroulement de l'ovogenese chez l'escargot Helix aspersa // J. Thermal Biology. — 1992. — **17**. — P. 185—190.
Smallridge M. A., Kirby G. C. Competitive interactions between the land snails Treba pisana (Muller) and Cernuella virgata (Da Costa)from south Australia // J. Moll. Stud. — 1988. — **54**. — P. 251—258.
Tompa A. S. Land snails (Stylommatophora) // The Mollusca. — 1984. — **7**. — P. 47—140.